Die Löslichkeit des Fruchtschleimes von *Loranthus* in Kalilauge und Oxalsäure kongruiert mit den Angaben Wiesner's,[1] laut welchen Pektinstoffe in diesen Mitteln löslich sind. Die Oxalsäure muß aber konzentriert sein. Aus den Lösungen fällt Alkohol einen Niederschlag, der alle Reaktionen und Eigenschaften des Schleimes zeigt.

Die angeführten Reaktionen zeigen, daß der Fruchtschleim von *Loranthus europaeus* ein Pektoseschleim ist.

Die früher erwähnten, stark lichtbrechenden Tröpfchen im Schleime färben sich mit Jodverbindungen tiefrotbraun, mit Sudan III eigentümlich gelbrot, mit Alkannatinktur rosarot, mit Osmiumsäure grau bis schwarzgrau. Sie lösen sich vollkommen in Benzol und Schwefelkohlenstoff. Es sind also Tropfen einer fett- oder wachsartigen Substanz.

Es scheinen Beziehungen zwischen den einzelnen Schleimen und den Gummisubstanzen zu bestehen. Denn nach Kirchner[2] zerfallen die verschiedenen Schleime beim Kochen mit 1·25% Säure in Zellulose und Gummi, welches letztere bei fortgesetztem Kochen in Zucker übergeht. Nur die Art des Zerfalles und die Quantitäten der Zerfallprodukte ist bei verschiedenen Schleimen verschieden. »Der Pflanzenschleim ist also ein glycosid- oder ätherartiger Körper aus Zellulose und Gummi.« (Kirchner.) Auch das früher erwähnte Verhalten von Gummi gegen Salpetersäure ist ähnlich dem Verhalten der echten Schleime Tschirch's.

Die Ergebnisse sind also: Der Schleim von

mit:	*Viscum* färbt sich in der äußeren	*Viscum* färbt sich in der inneren Schichte	*Loranthus* färbt sich
Chlorzinkjod	violett	gelb bis braun	gelb bis braun
Jod + Schwefelsäure	blau	gelb	gelb
Methylenblau	farblos	blau	blau
Kongorot	rot	rot	rot
Rutheniumrot	schwach rosa	rosa	rosa
Korallinsoda	nicht	nicht	nicht
Safranin	nicht	rot	rot

[1] Wiesner, Untersuch. über das Auftreten v. Pektinst. in der Runkelrübe. Sitzb. der kais. Akad. d. Wiss. in Wien, L, Abt. II, 1864.

[2] Kirchner, Untersuch. über Pflanzenschleim, Göttingen 1874. Zitiert nach Vogl, Kommentar zur österr. Pharmakopöe. Wien 1892, p. 549.

In Betreff der Löslichkeit:

in:	*Viscum* ist in der äußeren Schichte	*Viscum* ist in der inneren Schichte	*Loranthus* ist
Kupferoxydammon . . .	löslich	löslich	löslich
Kalilauge	löslich	löslich	löslich
konz. Oxalsäure	unlöslich	löslich	löslich
Wasser.	nicht nachweisbar	schwach löslich	schwach löslich

Der Schleim ist also: Zellulose-, Pektose-, Pektoseschleim.

(Nachtrag: Giordana[1] entdeckte jüngst südamerikanische Loranthaceen mit Kautschuk bis zu 20% an Stelle des Schleimes, welch ersterer der Viscinschicht von *Viscum* entspricht.)

Wie wir gesehen haben, besteht die Schleimschichte der Frucht von *Viscum* aus zwei verschiedenen Schleimarten. Zur Erklärung dieser Tatsache erschienen mir zwei Gesichtspunkte berücksichtigungswert: 1. Welche Aufgabe fällt dem Schleim beim Keimungsprozesse zu? 2. Hat er eine Aufgabe bei der Verbreitung zu erfüllen?

Wiesner[2] widerlegte die Angabe Quérin's,[3] wonach der Schleim von *Viscum album* für die Keimung unentbehrlich sei. Wiesner zeigte, daß der Schleim nicht nur nicht notwendig ist, sondern geradezu keimungshemmend wirkt, wodurch sich der merkwürdige Keimverzug der Samen von *Viscum album* erklärt. Er schreibt diese hemmende Wirkung Stoffen zu, welche im frischen Schleim enthalten sind und die Keimung verhindern, im Frühjahre aber aus dem Schleime verschwinden. Verschiedene Versuche, die ich mit verschiedenen Schleimen anstellte, lassen vermuten, daß außerdem auch noch der durch den Schleim bewirkte Sauerstoffabschluß eine der Ursachen der Keimungshemmung sei.

Zu den Versuchen benützte ich den Schleim von *Cydonia*, *Plantago Psyllium*, *Lepidium sativum*, *Viscum* und *Salep*. Ich

---

[1] O. Warburg, Die Kautschukmisteln. Der Tropenpflanzer, 9. Jahrg., Nr. 11, Nov. 1905, p. 633 ff.

[2] Wiesner, Über Ruheperiode u. Keimbeding. von Viscum alb. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Jahrg. 1897, XV, Heft 10.

[3] Quérin, Bull. de la Soc. Linnéenne de Normandie, Ser. IV, Vol. VI.

ließ Kressesamen frei auf feuchtem Papier, auf Schleim und in Schleim eingebettet unter sonst gleichen Verhältnissen keimen. Im ersten Falle keimten sie schon nach 30 bis 36 Stunden, im zweiten Falle in 3 bis 5 Tagen, im dritten Falle aber im Schleim von *Plantago Psyllium* noch nicht einmal nach 12 Tagen, in dem von *Lepidium* noch nicht nach 10 Tagen. Die Keimung wurde durch den Schleim gänzlich verhindert. Dagegen konnte ich bei Anwendung einer dünnen Gallerte von Cydoniaschleim oder Salep keine Verzögerung bemerken, was wohl der Fall wäre, wenn lösliche, keimungshemmende Stoffe in größerer Menge im Schleim enthalten wären. Hier dürfte also der durch den Schleim bewirkte Sauerstoffmangel wenigstens eine Ursache der Keimungshemmung sein.

Daß Schleim für Luft gar nicht oder nur äußerst wenig durchgängig ist, zeigen meine Diffusionsversuche. In eine zirka 1 *m* lange Glasröhre von 5 bis 6 *mm* innerer Weite wurde Wasser 80 bis 85 *cm* emporgesaugt und am oberen Ende mit Schleim luftdicht verschlossen. Trotz des ziemlich starken auf dem Schleime lastenden Druckes blieb die Höhe der Wassersäule so lange konstant, bis der Schleim eingetrocknet war. Dies währte bei Plantagoschleim 14 Tage, bei Salep 18 Tage, bei Viscinschleim 16 Tage etc.

Kleine Fläschchen wurden mit Indigoküpe gefüllt, hierauf, wie oben, mit Schleim verschlossen. Die Küpe, welche in Fläschchen ohne Schleimverschluß war, verlor ihre schön weingelbe Farbe in 2 bis 3 Tagen. In den verschlossenen Fläschchen erst, nachdem der Schleim vertrocknet war. So bei Verschluß mit Plantagoschleim nach 12, mit Viscin nach 14 Tagen.

Grüne Kristalle von Ferrosulfat wurden auf einem Uhrglase in Schleim eingebettet, andere feucht der freien Einwirkung der Luft ausgesetzt. Während letztere nach 4 bis 5 Tagen schon ganz braun geworden waren, blieben die in Plantagoschleim eingebetteten noch nach 10 Tagen vollkommen grün. Ähnliche Resultate erzielte ich auch mit den anderen Schleimen.

Diese Versuche zeigen mit Gewißheit, daß die Schleime für Luft, somit auch für Sauerstoff, zum mindesten nur äußerst schwer und langsam diffusibel sind, so daß die Annahme,

daß der Sauerstoffmangel eine Ursache der Keimungshemmung sei, doch einige Berechtigung hat.

Allerdings läßt sich, wenn man den Sauerstoffmangel als Ursache der Keimungshemmung ansieht, nicht leicht die Tatsache erklären, daß in völlig intakten Früchten sich die Hypocotyle im Frühjahre (April-Mai) hervorstrecken, trotzdem sie vom Schleime völlig umgeben sind (Kronfeld [1]).

Wiesner [2] sagt, daß der Schleim gegen den Frühling seine Klebrigkeit einbüßt und die keimungshemmenden Stoffe verschwinden. Vielleicht bewirkt die Abnahme der Klebrigkeit leichteren Sauerstoffzutritt, so daß sich der erwähnte Vorgang auf diese Weise erklären ließe.

Daß tropische Loranthaceen keine Ruheperiode durchmachen, obwohl sie ebenfalls von einer, wenn auch geringen Schleimschicht umhüllte Samen haben, läßt sich erklären durch Mangel an Hemmungsstoffen oder aber durch den hygrophylen Charakter dieser Gewächse, indem der Schleim durch heftige Regengüsse weggewaschen wird. *Viscum album* dagegen ist im Keimungsstadium ein Xerophyt (Wiesner [3]). Die Annahme, daß der Schleim von *Viscum album* als Wasserspeicher diene, wird hinfällig durch die Untersuchungen L. Linsbauer's [4], wonach der Viscinschleim nur schwach hygroskopisch ist.

Die Ruheperiode, die man unter den günstigsten Bedingungen auf $^1/_6$ verkürzen kann (Wiesner [3]), stellt sich uns als eine durch Anpassung erworbene erbliche Eigenschaft dar (Wiesner).

Als eine weit wichtigere Ursache für das Vorhandensein der beiden Schleimarten in der Frucht von *Viscum* glaube ich die Anpassung der Beeren an die Verbreitung durch Vögel erachten zu dürfen. Eine Anpassung ist es, wenn *Viscum*, dessen weiße Beeren im Winter im Schnee nicht zu sehen

---

[1] Kronfeld, Zur Biologie der Mistel. Biolog. Zentralbl., VII, Nr. 15, 1887, p. 449 ff.

[2] Wiesner, Über die Ruheperiode etc. von *Viscum*.

[3] Wiesner, l. c. und Biologie der Pflanzen, Wien 1902, p. 55 Anm. und p. 102.

[4] Wiesner, Pflanzenphys. Mitteilg. aus Buitenzorg. IV. Sitzb. der kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CIII, Abt. I, 1894.

wären, immergrün ist, *Loranthus* mit seinen gelben Früchten aber im Herbste sein Laub abwirft.

Daß eine ausgiebige Verbreitung der Leimmistel nur durch Vögel erfolgt, sagen Kerner[1] und Kronfeld[2]. Wohl zeigt letzterer, daß durch das Fallen der Beeren von Ast zu Ast ein Ankleben derselben erfolgen kann, was er durch Experimente bestätigte. Doch ist diese Art der Verbreitung nur auf dem Baume, auf welchem die Mutterpflanze lebt, möglich oder höchstens auf einem kleinen benachbarten Gebiet. Für die weitere Verbreitung sorgen aber verschiedene Vögel. Sie säen den Samen aus, indem sie den Schleim fressen, den Kern aber an den Ästen abstreifen, oder aber verzehren sie die ganze Frucht und werfen den Kern mit dem Gewölle oder den Fäces wieder aus. Da erscheint nun die Einrichtung der Frucht, daß die äußere Schleimschichte vornehmlich aus Zellulose-, die innere aus Pektoseschleim besteht, höchst zweckmäßig. Denn Zellulose ist verdaulich. Neumeister[3] sagt, daß dieselbe zwar von den Verdauungssekreten nicht verändert wird, jedoch durch bakterielle Einflüsse zum mindesten teilweise gelöst wird. Bei Pflanzenfressern wird ein bedeutender Bruchteil von verfütterter Zellulose in den Fäces nicht nachweisbar. Hofmeister's[4] Versuche mit undesinfizierter Darmflüssigkeit von Pferden zeigten, daß durch dieselbe bis 78% Zellulose gelöst wird. Daß mit Zelluloseschleim dasselbe geschieht, gibt Voit[5] an. Danach wird bei Fütterung von Hunden mit Salep der Schleim größtenteils resorbiert. In den Exkrementen gelingt der Nachweis desselben nicht.

Anders verhalten sich Pektinsubstanzen. Diese sind sehr schwer verdaulich. Neumeister[6] lehrt, daß Pentaglukosen oder Pentosen oder deren Muttersubstanzen, die sogenannten

---

[1] Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, I. Bd. Leipzig und Wien 1896, p. 196.

[2] Kronfeld, l. c.

[3] Neumeister, Lehrb. der physiol. Chemie, Jena 1897, p. 289.

[4] Hofmeister, Über Zelluloseverdauung beim Pferde, Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 11, 1885, Heft 1 u. 2.

[5] Voit, Zeitschr. f. Biologie, *10*, 59, 1874.

[6] Neumeister, l. c. p. 782.

Pentosane (Pektinstoffe, Pflanzengummi) von Organismen nur sehr unvollkommen resorbiert werden. Ebenso sagt Wiesner[1], daß Pentaglukosen schwer zersetzbar sind und unverändert in den Harn übergehen.

Daß die innere Schleimschichte aus Pektoseschleim besteht, wird wohl den Zweck haben, daß der für den Samen als Keimungsschutz notwendige Schleimüberzug infolge seiner Unverdaulichkeit erhalten bleibt, während die Zelluloseschichte, obwohl sie ebenfalls keimungshemmend wirkt, den Vögeln als Nahrung dient. Würde dieser Keimungsschutz nicht vorhanden sein, so könnten die Samen schon anfangs Januar zu keimen beginnen, da die zur Keimung nötige Wärme (+8 bis 10° C.) um diese Zeit manchmal vorhanden ist. Ein darauf folgender Frost würde aber dann die ganze Generation vernichten (Wiesner).

Bei Vögeln, die den Schleim ablösen und die Kerne mit dem Schnabel abstreifen, verhindert die Pektoseschleimschicht wohl auch die Verletzung des Samens durch den Schnabel. Denn, wäre nur Zelluloseschleim vorhanden, würde der Vogel beim Ablösen des Schleimes auch den Samen verletzen.

Andere Vögel verzehren den Samen samt dem Schleime. Der Kern selbst wird aber mit dem unverdauten Pektoseschleim entweder mit dem Gewölle oder den Fäces ausgeworfen. Immer bleibt aber infolge der Unverdaulichkeit der Pektoseschicht ein Schleimbelag um den Kern erhalten.

Hier liegt also eine Anpassung der Frucht an die Verbreitung durch Vögel vor, ähnlich wie zum Beispiel bei *Taxus baccata*, deren Früchte ja auch an die Verbreitung durch Vögel angepaßt sind, indem der rote Arillus nicht giftig und genießbar, der Same dagegen infolge seiner Giftigkeit ungenießbar ist.

Da bei *Loranthus* die Schleimschichte nur aus schwer verdaulichem Pektoseschleim besteht, werden wohl die massenhaft vorhandenen Fettröpfchen zur Nahrung der Vögel dienen, da die Loranthusbeeren bei ihrer Verbreitung ebenfalls auf Vögel angewiesen sind.

---

[1] Wiesner, Anatom. u. Physiol. d. Pflanzen, Wien 1898, p. 210 Anm.

Überblicken wir nun die gewonnenen Resultate, so ergibt sich folgendes:

1. Der Schleimkomplex der Frucht von *Viscum album* besteht aus zwei verschiedenen Schleimarten: einer Zelluloseschleimschicht, welche vornehmlich die äußere, und einer Pektoseschicht, welche die innere Schleimschicht bildet. Tröpfchen einer fett- oder wachsartigen Substanz sind in geringer Menge vorhanden.

2. Der Schleim von *Loranthus europaeus* ist gleichartig und besteht nur aus Pektoseschleim, in welchem massenhaft Fettröpfchen suspendiert sind.

3. Beide Schleimarten wirken keimungshemmend. Ursache davon sind keimungshemmende Stoffe (Wiesner) und wahrscheinlich nebenbei auch der durch die Undurchdringlichkeit des Schleimes für Sauerstoff bedingte Ausschluß der Atmung, welche aber ein Erfordernis der Keimung bildet.

4. Die Teilung des Schleimes von *Viscum* in eine äußere, verdauliche Zelluloseschicht und eine innere, unverdauliche Pektoseschicht erscheint als eine Anpassung der Früchte an die Verbreitung durch Vögel.

5. Bei der Frucht von *Loranthus* dürften die zahlreichen Fettröpfchen den die Früchte verbreitenden Vögeln als Nahrung dienen, da der Schleim als Pektoseschleim schwer resorbierbar ist.

Es sei mir nun gestattet, Herrn Hofrat Professor Dr. J. Wiesner für seine so überaus wohlwollende und werktätige Unterstützung und Förderung vorliegender Arbeit meinen ergebensten Dank aussprechen zu dürfen.

Beiträge zur Anatomie des Holzes der Kompositen

von

Paula Brezina.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Februar 1906.)

Nicht bloß für die Artcharakteristik, sondern auch für die Charakteristik anderer systematischer Einheiten, insbesondere der Pflanzenfamilien ist die innere Struktur von großer Bedeutung, und es gebührt Radlkofer und seiner Schule, namentlich Solereder das Verdienst, auf diesem Gebiete weitgehende Forschungen von Wichtigkeit angestellt zu haben.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag liefern zur Anatomie des Holzes der Kompositen. Herr Hofrat Wiesner betraute mich mit der Aufgabe, nach dieser Richtung Untersuchungen vorzunehmen und unterstützte mich bei meinen diesbezüglichen Studien fortwährend, wofür ich demselben an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausdrücke.

Auch Herr Prof. v. Wettstein förderte meine Bestrebungen dadurch, daß er mir lebendes Material aus dem botanischen Garten zur Verfügung stellte, weshalb mir gestattet sei, demselben gleichfalls wärmstens hiefür zu danken.

Das Material zu meiner Arbeit hatte Herr Hofrat Wiesner zum großen Teile im Jahre 1904 aus Amerika, und zwar aus dem Yellowstonegebiete mitgebracht. Es sind dies die von ihm selbst gesammelten Spezies: *Artemisia tridentata*, *A. gnaphalodes* und *Bigelovia* sp., ferner folgende von Aven Nelson, Professor in Laramie, gesammelten Kompositenhölzer: *Chrysothamnus pulcherrimus fasiculatus,* in der Ebene von Alaska sehr

verbreitet; *Ch. lanceolatus* aus derselben Gegend, in großen Mengen am Fuße steiniger, freiliegender Hügel vorkommend; *Ch. linearis*, auf sandigen, kiesbedeckten Bänken längs des Yellowstone-Sees sich findend; *Artemisia cana*, in der Nähe der »Cascade Creek« an trockenen Abhängen vorkommend.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute erhielt ich nachfolgende Spezies: *Eupatorium arboreum*, *E. adenophorum* (lebende Stämme), *Verbesina arborea* und *Rudbeckia glutinosa*.

Teils aus dem botanischen Garten, teils aus der Umgebung von Wien stammen folgende Arten, von denen mir fast durchwegs lebendes Material zur Verfügung stand: *Eupatorium bogotense*, *E. ianthinum*, *E. cannabinum*, *E. Weinmannianum*; — *Aster carolinianus*, *A. rotundifolius*, *A. subcoeruleus*, *Baccharis* sp., *Felicia caffrorum*. — *Inula ensifolia*, *Cassinia leptophylla*, *Helichrysum eximium*, *H. Newii*; — *Helianthus uniflorus*, *H. divaricatus*, *Silphium ternatum*, *Montanoa pinnatifida*, *Verbesina gigantea*. — *Helenium Hoopesii*. — *Achillea collina*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Ch. Leucanthemum*, *Ch. pinnatifidum*, *Ch. indicum*, *Artemisia afra*, *A. arborescens*. — *Senecio Petasitis*, *S. glaucophylla*, *S. ficoides*, *S. articulatus*, *S. Sarracenicus*, *S. Jacquinianus*, *Gazania splendens*, *G. uniflora*. — *Jurinea mollis*, *Cirsium rivulare*, *Centaurea Scabiosa*, *C. Cyanus*, *C. Rhenana*, *C. axillaris*. — *Crepis biennis*, *Hieracium speciosum*, *H. umbellatum*, *Leontodon hispidus*, *Tragopogon pratensis*, *Scorzonera hispanica*, *Mulgedium prenanthoides*. — *Chamaepeuce stellata*.

Wie bekannt, sind die meisten der bei uns vorkommenden Kompositen Kräuter, doch gibt es auch in unseren Gegenden, namentlich aber in tropischen Ländern ausdauernde Spezies dieser Familie, Stauden und Sträucher und in den Tropen auch Bäume. Es bilden die Kompositen beispielsweise in manchen Gebieten der neuen Welt vorherrschende Bestandteile der Wälder.

In der vorliegenden Arbeit beziehe ich mich hauptsächlich auf die unten angeführten Werke.[1]

---

[1] *a*) Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, p. 524 ff.; *b*) Solereder, Holzstruktur, München 1885; *c*) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863; *d*) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung

Ohne Zweifel weisen die Kompositen einen deutlich ausgeprägten gemeinsamen Typus im anatomischen Bau ihres Holzes auf, nichtsdestoweniger entstehen oft sehr große Abweichungen von dieser Gesetzmäßigkeit in der Struktur dadurch, daß sich die Pflanze entweder bestimmten physiologischen Funktionen angepaßt hat oder daß eine ökologische Anpassung an gewisse, durch Klima oder Standort bedingte Verhältnisse stattgefunden hat.

Man muß also spezifische Charaktereigenschaften von jenen unterscheiden, die sich als Anpassungen zu erkennen geben.

Diese Anpassungen äußern sich oft schon im ganzen Habitus der Pflanze. So gibt es beispielsweise unter den Kompositen kräftig hoch emporwachsende Lianen. Solche finden sich namentlich unter den amerikanischen Vertretern dieser Pflanzenfamilie und gehören den Gattungen *Mikania*, *Salmea*, *Proustia*, *Mutisia* und *Senecio* an.

Auch sukkulente Pflanzen trifft man unter den Kompositen an. Zu diesen zählen *Anteuphorbium* und einige andere aus der Untergattung *Kleinia*; fleischige Blätter besitzen auch *Inula crithmoides*, *Othonna*- und *Euryops*-Arten.

Wir kennen die spezifischen anatomischen Charaktere der Lianen und der Sukkulenten. Wenn wir dieselben bei den kletternden oder sukkulenten Kompositen finden, so sind dies eben anatomische Anpassungsformen, auf die wir im folgenden keine Rücksicht nehmen, sondern bloß auf jene anatomischen Bildungen, die uns als spezifische Charaktereigenschaften des Holzes der Kompositen erscheinen. Wir erkennen, daß dieselben erblich festgehalten werden, also als angeborene Eigenschaften sich darstellen. Freilich soll damit nicht gesagt sein, daß dieselben, phylogenetisch betrachtet, nicht auch erworben worden sein konnten. Aber in diesem Falle wären es Eigenschaften, welche vor Generationen erworben wurden, deren Zusammenhang mit ehemals wirkend gewesenen Ursachen nicht mehr klar und unzweideutig, wie etwa bei Sukkulenten und Lianen, erkennbar ist. Indeß werde ich in einzelnen

des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863; *e*) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877.

Fällen im nachfolgenden, nämlich dort, wo eine diesbezügliche Aufstellung erlaubt erscheint, versuchen, darzulegen, welche Ursachen bei dem Zustandekommen dieser Bildungen tätig gewesen sein mochten, so zum Beispiel bei Besprechung der rudimentären und funktionslosen Markstrahlen von *Eupatorium adenophorum*.

Zunächst untersuchte ich eine Anzahl krautiger Kompositen und fand bei jenen Formen, die krautig bleiben, beispielsweise bei *Leontodon hispidus, Chrysanthemum Leucanthemum, Mulgedium prenanthoides*, ferner bei Arten der Gattung *Gazania* keine Spur eines Interfaszikularkambiums vor. Dagegen zeigt sich bei jenen Formen, die später verholzen, schon in den frühesten, noch krautigen Entwicklungsstadien ein deutliches Interfaszikularkambium (Fig. 10, *c'*), so zum Beispiel bei *Eupatorium cannabinum*, das einer Gattung mit zahlreichen verholzten Formen angehört, ferner bei *Centaurea Rhenana, Inula ensifolia, Helianthus divaricatus, Hieracium speciosum, Silphium ternatum* u. a. m.

Bei einigen Spezies, so bei *Hieracium umbellatum, Achillea collina, Centaurea axillaris, Helianthus uniflorus* finden sich Andeutungen eines Interfaszikularkambiums, indem sich in einzelnen Zellen über den Holzmarkstrahlen in der Region, welche bei Holzgewächsen dem Kambium entspricht, Teilungswände zeigen. Es ist also hier offenbar die Tendenz zur Bildung eines Interfaszikularkambiums, somit zur Umwandlung einer krautigen Pflanze in ein Holzgewächs vorhanden.

In allen beobachteten Fällen aber werden die Gefäßbündel der Kompositen getrennt angelegt und sind fast ohne Ausnahme kollateral. Bei *Centaurea Rhenana* treten als rindenständige Gefäßbündel[1] solche auf, die der Anordnung von Xylem und Phloëm zufolge den konzentrischen zuzurechnen sind.

I. Phloëm der Gefäßbündel.

Sehr häufig finden sich an der Außenseite des Phloëms mächtig entwickelte Bastbündel; in einigen Fällen kann man Bast auch an der Innenseite der Gefäßbündel, dem Mark zuge-

[1] Über rindenständige Gefäßbündel siehe p. 381.

kehrt, beobachten, zum Beispiel bei *Mulgedium prenanthoides*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Centaurea Rhenana* (Fig. 10, *b*). Häufig fehlt der Bast in den Gefäßbündeln vollständig, so bei *Senecio glaucophylla*, *S. ficoides*, *S. articulatus*, *Gazania uniflora* u. a. m.

An Stelle des Bastes finden sich manchmal kollenchymatisch verdickte Zellen im Phloëm, zum Beispiel bei *Senecio Petasitis* (Fig. 1, *cv.*, Fig. 2), *S. Jacquinianus*, *S. Sarracenicus*, *Cirsium rivulare*, *Chamaepeuce stellata*, *Eupatorium cannabinum*. Schumann[1] erwähnt das Vorkommen von kollenchymatischen Zellen an Stelle der Bastfasergruppen bei *Silphium Hornemanii*.

Schon in Schwendeners[2] »Mechanischem Prinzip« wird das Vorkommen kollenchymatisch verdickter Elemente im Phloëm der Gefäßbündel mancher Pflanzen erwähnt. Schwendener sagt, daß die Wandungen des Kollenchyms sehr weich und quellungsfähig seien, und gibt ferner an, daß sich manchmal in späteren Entwicklungsstadien einzelne Zellen nach Art der Bast- und Libriformzellen ausbilden, indem sie eine derbere Membran von gleichmäßiger Dicke mit zahlreichen linksschiefen Poren erhalten; als Beispiel hiefür führt er *Tecoma radicans* an. Solche Zellen fallen schon durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen im Querschnitte auf.

Schwendener sagt ferner, daß sich eine ähnliche Umwandlung im Phloëm der Gefäßbündel mancher Pflanzen, zum Beispiel bei *Astragalus falcatus* und *Eryngium planum*, vollziehe. Er führt an, daß der junge Bast bei diesen Pflanzen geradezu kollenchymatisch sei und daß sich erst später aus diesem Kollenchym die eigentlichen Bastzellen gleichsam »herausmodellieren«.

Es findet also Übergang von Kollenchym in Bast durch eine Art nachträglicher Metamorphose statt. Das Kollenchym bildet sozusagen das provisorische Gerüst während des Aufbaues der Zellen.

---

[1] Schumann, Beitrag zur Anatomie des Kompositenstengels, Bot. Zentralblatt, Bd. XLI, 1890, p. 193.

[2] Schwendener, Das mechanische Prinzip, Leipzig 1874, p. 5.

Daß die Kollenchymzellen, deren Wachstumsfähigkeit und Dehnbarkeit lange erhalten bleibt, die mechanischen Elemente noch wachsender Pflanzenteile sind, zeigten Ambronn's[1] Untersuchungen. Als Festigkeitselemente von Organen, die ihr Längenwachstum bereits beendigt haben, fungieren nach seinen Angaben dagegen Libriform- und Bastelemente, die zumeist nach kurzer Zeit absterben.

In jenen Fällen, die kollenchymatisch verdickte Elemente im Phloëm aufweisen, tritt, wie Schwendener sagt, aber nicht immer eine durchgreifende Umwandlung des Kollenchyms zu Bast ein; es bleiben vielmehr oft einzelne Kollenchymzellen unverändert, werden jedoch durch den Druck der Bastzellen unregelmäßig komprimiert und verzerrt. Diese Erscheinung läßt sich bei *Eupatorium bogotense* und bei *Verbesina gigantea* beobachten, wo sich neben deutlich ausgebildetem Bast an der Innenseite des Phloëms, dem Xylem zugewendet, kollenchymatisch verdickte Zellen finden.

Wo sich im Phloëm der Kompositen kollenchymatische Elemente zeigen, tritt bei Behandlung mit Phloroglucin+Salzsäure bloß ein starkes Aufquellen der Membranen jener Elemente ohne Färbung derselben ein. Behandelt man ein derartiges Präparat dagegen mit Chlorzinkjod, so färbt sich die Wandsubstanz des Kollenchyms violett. Eine hellblaue Färbung, wie sie De Bary[2] als charakteristisch für die Wandsubstanz des Kollenchyms bei Behandlung desselben mit diesem Reagens angibt, konnte ich bei dem von mir untersuchten Material in keinem Falle nachweisen.

In einigen Fällen treten im Phloëm der Kompositen stark verdickte, tangential abgeplattete, mit quellbaren Wänden versehene Elemente auf. Man kann dies beispielsweise bei *Artemisia arborescens* und *Rudbeckia glutinosa* beobachten, in welch letzterem Falle die Membranen dieser Elemente, welche die äußersten Teile des Phloëms bilden, auch stark aufgequollen sind.

---

[1] Ambronn, Pringsheim's Jahrbuch für wiss. Bot., XII (1881).

[2] De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, III, p. 127.

Es sind dies dieselben Elemente, welche De Bary[1] bei einigen anderen Pflanzengattungen angetroffen hat. Er erwähnt zum Beispiel, daß in den primären Bündeln der Koniferen, speziell der Blätter, und in den Bündeln des Blattes von *Welwitschia* der Querschnitt des Phloëms Reihen gleichartiger Elemente mit weichen, stark quellbaren Membranen aufweise, die zum Teil Siebröhren, zum Teil Kambiformzellen seien. Er erklärt ferner, daß die äußersten, erstentwickelten Elemente des Phloëms (Protophloëm Russow's) von den folgenden sich oft unterscheiden durch geringere Weite und dickere, anscheinend gelatinöse Wände; ihrer Qualität nach seien sie jedoch teils Siebröhren, teils Kambiformzellen. In stärkeren Bündeln nun werden diese Elemente infolge der Dehnung ihrer Umgebung nicht selten von innen nach außen zusammengedrückt unter anscheinender Quellung ihrer Wände und bis zur Obliteration ihrer Lumina.

II. Xylem der Gefäßbündel.

Was den Holzkörper der Kompositen betrifft, so finden sich hier alle jene Elemente vertreten, die Sanio[2] als charakteristisch für den anatomischen Bau des Holzes der Dikotylen anführt.

Es lassen sich also nachweisen: Holzparenchym und Ersatzfasern, ferner die beiden nach Sanio dem bastfaserähnlichen System angehörigen Elemente, nämlich ungeteilte Libriformfasern und gefächerte, welch letztere allerdings nur für bestimmte Gruppen in der Familie der Kompositen, beispielsweise für die Gattungen *Eupatorium*, *Senecio* und *Verbesina*, charakteristisch sind. Endlich finden sich im Holzkörper der Kompositen auch noch die beiden dem trachealen System angehörigen Elemente, nämlich Gefäße und Tracheiden.

Der Querschnitt durch den Stamm der Kompositen zeigt in den meisten Fällen einen von Markstrahlen durchzogenen Holzkörper, in welchem die Gefäße verschiedenartige Anord-

[1] De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, III, p. 337.

[2] Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863.

nung aufweisen können. Sie treten bisweilen isoliert auf, zum Beispiel bei *Rudbeckia glutinosa,* oder sie stehen in kleinen Gruppen oder kurzen, radialen Reihen, wie bei *Eupatorium arboreum* und *E. adenophorum.* Manchmal ist die Orientierung dieser Elemente eine ganz eigentümliche. Es vereinigen sich nämlich die mechanischen Zellen, die dann gewöhnlich sehr zahlreich entwickelt sind, ohne häufig durch Gefäße unterbrochen zu werden, zu tangentialen, breiten Streifen, auf welche die Gefäße folgen, die gleichfalls zu breiten Binden vereinigt erscheinen. Eine solche Anordnung zeigt sich bei *Artemisia cana, A. gnaphalodes, Chrysothamnus pulcherrimus fasiculatus* und *Bigelovia.*

Bei strauch- und baumartigen Kompositen tritt uns sehr häufig deutliche Jahrringbildung entgegen, so zum Beispiel bei *Baccharis, Artemisia tridentata, A. gnaphalodes* und *Bigelovia.* In den genannten Fällen ist das Frühholz durch eine reichere Anzahl von Gefäßen dem Spätholz gegenüber charakterisiert; auch besitzen die Gefäße des ersteren ein bei weitem größeres Lumen als die letzteren. Außerdem sind die Elemente des Frühholzes gewöhnlich dünnwandiger als die des Spätholzes, was um so mehr ins Auge fällt, als im Spätholz die radialen Durchmesser meist stark verkürzt sind, so daß tangentiale Abplattung der Elemente hervorgerufen wird

Bei *Artemisia tridentata*, einer Pflanze, die in verschiedener Hinsicht vom normalen Typus abweicht, kann man am Querschnitt, an der Jahrringgrenze mehrreihige Züge weitlumiger Elemente (Fig. 7, *hp*) beobachten, die sich am radialen Längsschnitt ihrer Gestalt nach als Holzparenchymzüge zu erkennen geben (Fig. 8, *hp*). Bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure färbt sich die Mittellamelle dieser Elemente rot, ist also verholzt.

Bei *Eupatorium adenophorum* treten, wie bereits Michael[1] erwähnt, Jahrringe kaum hervor. Der Mangel einer Vegetationsruhe, der diese Pflanze in der Tat kennzeichnet, offenbart sich eben in dieser sehr schwach oder gar nicht ausgeprägten Jahrringbildung. *Eupatorium adenophorum* hat tatsächlich keine

[1] Michael, Holzanatomie der Kompositen etc., Diss., Leipzig 1885, p. 14.

eigentliche Vegetationsruhe, es findet kein periodisches Abwerfen des Laubes statt. Diese Erscheinung läßt sich biologisch dadurch erklären, daß bei dieser Pflanze, die sehr langgestreckte, nach aufwärts gerichtete Zweige besitzt, die älteren Blätter durch die jungen, neu entstandenen im Assimilationsgeschäft nicht behindert werden und infolgedessen keine Notwendigkeit für ein periodisches Abwerfen des Laubes vorhanden ist. Das Laub geht an diesem Holzgewächse nur langsam durch Verwesung zu Grunde, während die Pflanze im übrigen das ganze Jahr mit grünen Blättern besetzt ist.[1] So gehen also die Vegetationsprozesse das ganze Jahr hindurch, und es wird begreiflich, daß das Holz ohne Jahrringbildung sich weiter entwickelt.

Bei den aus den Tropen stammenden baumartigen Kompositen kann im Holzkörper wie bei unseren der Vegetationsruhe unterworfenen Holzgewächsen Zonenbildung beobachtet werden; diese Zonenbildung ist bei tropischen Pflanzen auf verschiedene Ursachen zurückführbar.[2] Sehr häufig kommt es vor, daß die einzelnen Zonen ungleiche Ausbildung erfahren, daß sie beispielsweise nahe dem Zentrum bei weitem schwächer ausgeprägt sind als gegen die Peripherie zu, wo sie häufig deutlich, ja scharf hervortreten. Von Jahrringen kann man bei einer derartigen Zonenbildung nicht sprechen, wohl aber muß ein Wechsel in den äußeren Lebensbedingungen eintreten, um eine derartige Erscheinung hervorzurufen. Bei Bäumen, welche aus Vegetationsgebieten mit jährlicher Ruheperiode stammen und in die Tropen einwanderten oder dort akklimatisiert wurden, kann allerdings eine Jahrringbildung im Holzkörper vorkommen. Es ist dies aber nicht eine durch die klimatischen Verhältnisse bedingte Eigentümlichkeit, sondern eine erblich festgehaltene Eigenschaft.

Eupatorium arboreum, dessen Heimat Ecuador ist, weist deutliche Zonenbildung auf. Am quer durchschnittenen Stamm zeigen sich konzentrische, geschlossene dunkle Ringe. Ein Unterschied in der Zahl und Lumengröße der Gefäße in den

---

[1] Wiesner, Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1905, p. 172 ff.

[2] Siehe Ursprung, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen, Bot. Ztg. 1904.

dunkleren und lichteren Partien ist jedoch hier nicht konstatierbar. Es offenbart sich also bei dieser Pflanze kein gesteigertes Bedürfnis nach Vermehrung und Vergrößerung der Leitungsbahnen während einer bestimmten Zeit der Vegetation. Auch zusammenhängendes, holzparenchymatisches Gewebe, wie es beispielsweise bei *Tectona grandis*[1] senkrecht auf den Markstrahlen als ein System feiner weißer Linien auftritt und die Färbung in den lichteren Partien bedingt, konnte bei *Eupatorium arboreum* nicht nachgewiesen werden. Es zeigt sich bloß eine stärkere Verdickung der Elemente in den dunkleren Partien, welche Beobachtungen besonders scharf hervortreten, wenn man eine Färbung des Querschnittes oder Radialschnittes mit Safranin oder einem ähnlichen Farbstoff vornimmt.

Und nun zur Beschreibung der einzelnen Elemente des Holzkörpers, deren charakteristische Eigenschaften uns am Längsschnitte deutlich entgegentreten.

Die Gefäße, deren Anordnung bereits früher besprochen wurde, sind in den meisten Fällen durch doppelte Skulptur ihrer Wände gekennzeichnet; zunächst finden sich an allen Seiten der Gefäße, auch an den an das Holzparenchym angrenzenden, Hoftüpfel (Fig. 5, *h*); außerdem weisen die Gefäßwände meist mehr oder weniger deutliche schraubige Verdickung auf. Es zeigt sich dies bei Arten der Gattungen *Artemisia, Aster, Baccharis, Cassinia, Chrysanthemum, Felicia, Helichrysum, Montanoa, Rudbeckia, Senecio, Verbesina* (Fig. 3, *g*).

Die Hoftüpfel sind elliptisch, mit spaltförmigem Porus, in manchen Fällen stehen sie gekreuzt, so zum Beispiel bei *Aster Carolinianus, Artemisia arborescens, Cassinia leptophylla, Chrysanthemum pinnatifidum, Eupatorium bogotense, Bigelovia.* Die Gefäßperforierung ist bei den Kompositen meist einfach, entweder elliptisch oder kreisrund (Fig. 5 *o*). In einigen Fällen aber ist sie leiterförmig, wie zum Beispiel bei *Eupatorium adenophorum* (Fig. 5, *n*), wo diese Art der Perforation neben kreisrunder auftritt (Fig. 5, *o*). Die Lumengröße der Gefäße ist sehr schwankend. Sie beträgt beispielsweise bei *Eupatorium arboreum* im Mittel 0·045 *mm*, bei *Verbesina arborea* 0·14 *mm*.

[1] Siehe Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1873, p. 592.

Tracheiden finden sich bei den Kompositen meist in der Nähe der Gefäße (Fig. 3, *tr*), von denen sie sich nur durch geringere Lumengröße und durch den Mangel der Perforation unterscheiden. Wie die Gefäße zeigen auch häufig die Tracheiden mehr oder weniger stark ausgeprägte doppelte Skulptur ihrer Membranen. Neben mit Höfen versehenen Tüpfeln kann man nämlich in zahlreichen Fällen noch schraubige Verdickung beobachten, so zum Beispiel bei *Artemisia cana*, *A. afra*, *Baccharis*, *Chrysanthemum pinnatifidum*, *Cassinia leptophylla*, *Helichrysum eximium*. Die Querwände, die meistens schief stehen, so daß also sogenannte prosenchymatische Verbindung zwischen den Tracheiden stattfindet, zum Teil aber auch horizontal sind, weisen häufig Tüpfelung auf.

Das Holzparenchym ist in den meisten Fällen, um mit Sanio zu sprechen, paratracheal, findet sich also meist in unmittelbarer Umgebung der Gefäße[1] (Fig. 3, Fig. 5, Fig. 6, *hp*). Die bei *Artemisia tridentata* vorkommenden Züge aus Holzparenchym an der Jahrringgrenze wurden bereits p. 374 erwähnt. Die Zellen des Holzparenchyms besitzen einfache Tüpfel in großer Zahl.

Als mechanische Elemente fungieren im Holzkörper der Kompositen in reichlicher Menge entwickelte Libriformfasern (Fig. 3, *l*). Dieselben zeigen prosenchymatische Verbindung und sind, wie schon oben erwähnt, in manchen Fällen zart gefächert. Sie führen Luft und nur sehr selten sind deutliche Protoplasmareste vorhanden. Die Libriformfasern besitzen einfache, schraubig angeordnete Tüpfel, die auf Radialschnitten häufiger zu sehen sind als auf Tangentialschnitten. Diese rundlichen Tüpfel weisen manchmal gekreuzten Porus auf, so zum Beispiel bei *Senecio Petasitis*, *Eupatorium bogotense*, *Chrysanthemum pinnatifidum*, *Artemisia arborescens*, *Helichrysum eximium* u. a. m.

---

[1] J. Moeller, Holzanatomie, in Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. 1876, p. 45, bzw. 341. Charakteristische Abbildungen von paratrachealem (Holz von *Copaifera bracteata*) und metatrachealem Holzparenchym (Holz von *Pterocarpus sectoliens*) finden sich in Wiesner's Rohstoffen des Pflanzenreiches, 2. Aufl., II. Bd., p. 928 und 937, in Schneider's Handwörterbuch der Botanik, Leipzig 1905, p. 301, reproduziert.